

Recherche de marqueurs du mode de croissance cambiale chez *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae) :

Les anneaux de croissance rythmique du bois juvénile

E. DE FAÏ

Résumé : Les variations histologiques au niveau des formations secondaires (cambium, bois, liber et ses laticifères) ainsi que leur distribution en fonction des unités de croissance sont étudiées chez quatre jeunes pieds d'*Hevea brasiliensis*. Dans le bois du tronc, alternent des couches claires et sombres qui correspondent à des variations répétitives de l'espacement des bandes de parenchyme axial. A chaque cycle de croissance apicale s'installe dans tout le tronc un anneau supplémentaire constitué de bois initial clair et de bois final sombre. La formation périodique des anneaux du bois, l'existence des gradients verticaux de différenciation du bois et d'intensité de l'activité cambiale, leurs rapports avec les poussées de croissance apicale, permettent de conclure que le cambium des jeunes Hévéas a un fonctionnement rythmique, contrôlé par l'activité des méristèmes apicaux. Toutefois, l'élaboration d'un nouveau manteau de laticifères au sein du liber ne survient pas à chaque cycle de croissance apicale et ne s'étend pas dans tout le tronc. L'existence d'un mécanisme complexe présidant à l'initiation des laticifères secondaires est évoquée.

Summary : Histological variations in secondary tissue formations (cambium, xylem, phloem and their laticiferous tubes) and their distribution in relation to growth units were studied in 4 young *Hevea brasiliensis* plants. In the wood of the main trunk, light layers alternate with dark layers, corresponding with repeated variations in the spacing of tangential bands of axial wood parenchyma cells. At every apical growth cycle, a ring is formed all along the length of the trunk, this ring consists of an initial light early wood and a dark late wood. The periodic wood ring formation, the vertical gradients in its differentiation and in the intensity of cambial activity are all related to apical growth flushes, thereby allowing us to conclude that cambial activity is rhythmic and is controlled by the meristematic activity of the apex. The formation of new laticiferous layers within the phloem does not occur at every apical growth cycle and does not extend throughout the whole trunk. Therefore a complex mechanism exists which is responsible for the initiation of the secondary laticiferous tubes.

Élisabeth de Fay, Laboratoire de Botanique, 04 B.P. 322 Abidjan 04, Côte d'Ivoire.

INTRODUCTION

Les phénomènes de la croissance des arbres ont fait l'objet de très nombreux travaux descriptifs, morphogénétiques, physiologiques (contrôle hormonal) et ultrastructuraux (Kozłowski, 1971 ; Philipson et al., 1971 ; Zimmermann & Brown, 1971 ; Catesson, 1974 ;

ESAU, 1979 ; KRAMER & KOZLOWSKI, 1979 ; SAVIDGE & WAREING, 1981 ; LARSON, 1982...). Toutefois, il s'agit essentiellement d'études portant sur des arbres de la zone tempérée.

En ce qui concerne les espèces arborescentes des régions tropicales et équatoriales, les recherches sur l'élongation, la ramification, le renouvellement des feuilles ont apporté des informations originales (BOND, 1942 ; HOLDSWORTH, 1963 ; SCARRONE, 1964, 1965, 1966 ; HALLÉ & MARTIN, 1968 ; VOGEL, 1974, 1975) ; les notions de croissance continue et de croissance rythmique, de rythme endogène et de rythme exogène ont été précisées ; la richesse des modèles architecturaux a été mise en évidence (HALLÉ & OLDEMAN, 1970).

Par contre, sur le fonctionnement du cambium des arbres tropicaux, les connaissances actuelles sont encore très incomplètes. Les informations les plus nombreuses concernent la fabrication du bois. Depuis le début du siècle, de nombreux chercheurs, en Asie, en Afrique, en Amérique et en Australie, se sont intéressés aux accroissements annuels du bois des arbres tropicaux ainsi qu'à l'existence et à la signification des cernes du tronc (MARIAUX, 1967, 1981). Ces études ont permis de classer les espèces forestières tropicales en deux grands groupes (FAHN et al., 1981) :

- espèces dont le bois n'a pas de cernes bien définis ;
- espèces dont le bois présente des cernes définis.

Parmi ces dernières, un grand nombre ont des cernes annuels. En particulier, chez les espèces africaines suivantes : *Terminalia superba*, *Azelia sp.*, *Mansonia altissima*, *Chlorophora excelsa*, *Triplochiton scleroxylon* et plusieurs Méliacées, il est bien établi que le cambium du tronc élabore le bois de façon intermittente ; la croissance cambiale a lieu durant une grande partie de l'année, puis s'interrompt pour une courte période, la limite du cerne correspondant à celle-ci (MARIAUX, 1969 ; DETIENNE, 1975a et b, 1976 ; DETIENNE & MARIAUX, 1976, 1977).

En ce qui concerne les variations saisonnières de l'activité cambiale, de la mise en place et du devenir du bois et du liber, ou des réserves amylacées et de la composition de la sève élaborée, les investigations histologiques sont rares et très fragmentaires (LAWTON & LAWTON, 1971 ; RAO, 1972 ; AMOBI, 1973, 1974 ; GHOUSE & SHAMIMA HASHMI, 1979 ; ROGERS, 1981). C'est au niveau du tronc que ces variations ont été principalement étudiées ; mais les jeunes rameaux ont aussi fait l'objet de quelques recherches histologiques (RAO, 1972 ; AMOBI, 1974), notamment chez l'*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.

Cependant, tous ces travaux ont porté sur des arbres adultes et bien développés. Et les chercheurs ont souvent essayé de corréler les périodicités observées avec des changements de l'état phénologique des arbres ou avec des variations des facteurs climatiques.

Notre objectif présent est de préciser le mode de croissance cambiale d'arbres tropicaux au stade juvénile.

Nous avons choisi d'étudier de jeunes *Hevea brasiliensis* dont la croissance apicale a été décrite par HALLÉ & MARTIN (1968). Ces jeunes arbres ont des poussées de croissance périodiques qui mettent en place des unités bien définies par la dimension et la morphologie des feuilles différenciées. Ces auteurs ont montré que l'activité mitotique et la synthèse hormonale du méristème apical étaient rythmiques. Et sachant que les substances de croissance déterminent la prolifération des cambiums, ils ont émis l'hypothèse d'un fonctionnement cambial rythmique.

Nous avons donc cherché, au niveau des formations secondaires (cambium, bois et

liber), des indicateurs d'un fonctionnement cambial rythmique. L'existence de variations histologiques a été examinée ainsi que leur répétition et leur distribution dans le tronc en fonction des différentes unités de croissance ou du stade de différenciation du bourgeon apical.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL VÉGÉTAL

Le matériel végétal provient de la station expérimentale de l'IRCA en Côte d'Ivoire (station de Bimbresso). Quatre semenceaux ayant pour parent maternel le clone GT1 ont été étudiés, 2 à l'âge de 1 an (RI et NRI) et les autres vers 1 an et demi (RII et NRII). Dans chaque cas, l'un des arbres était ramifié, l'autre n'avait pas encore différencié de branches. Chaque petit arbre a été sectionné à la base du tronc et débarrassé de ses feuilles ; les différentes unités de croissance ont été délimitées par un trait de crayon feutre indélébile et marquées du numéro d'ordre d'apparition de l'étage.

MÉTHODES

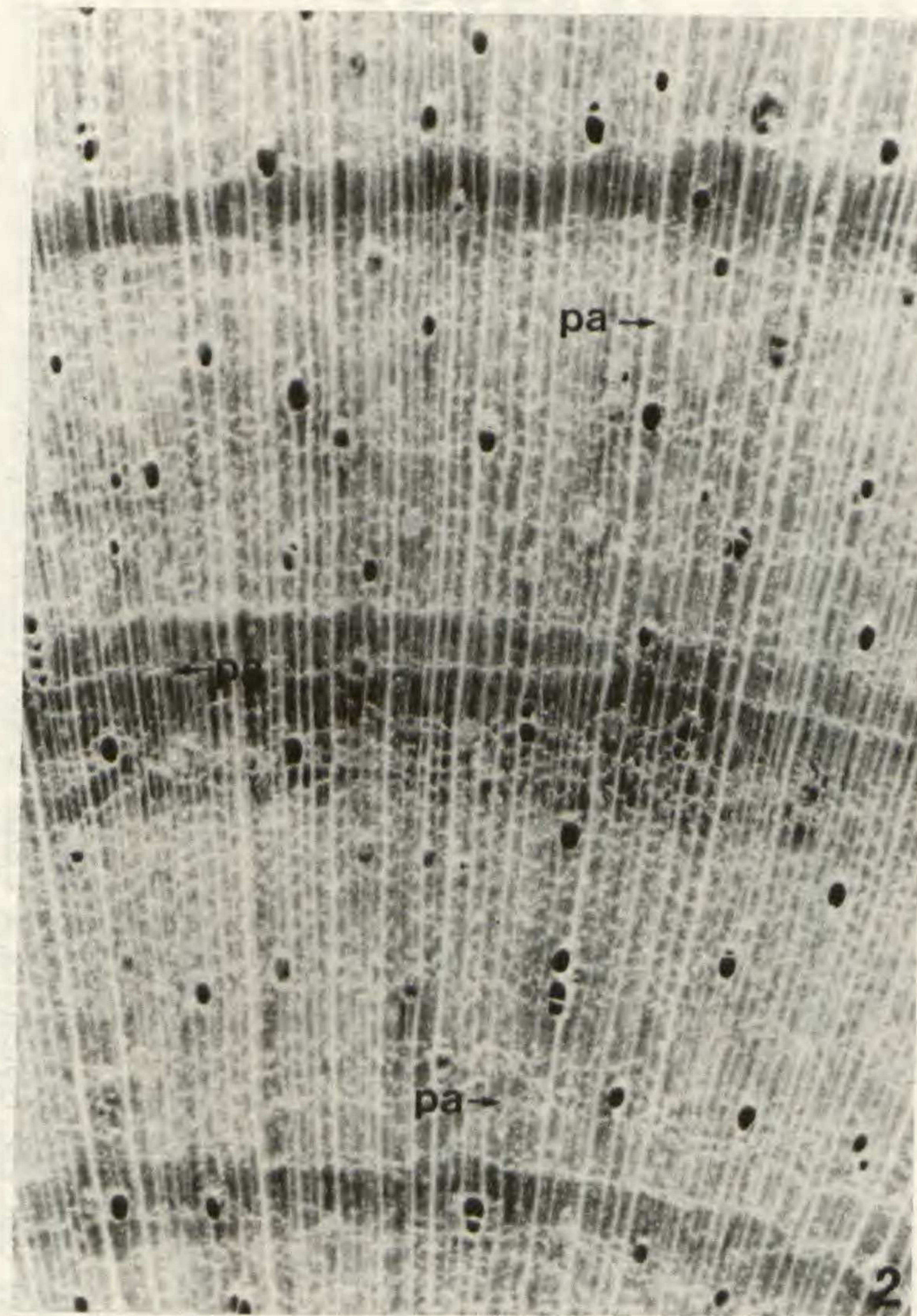
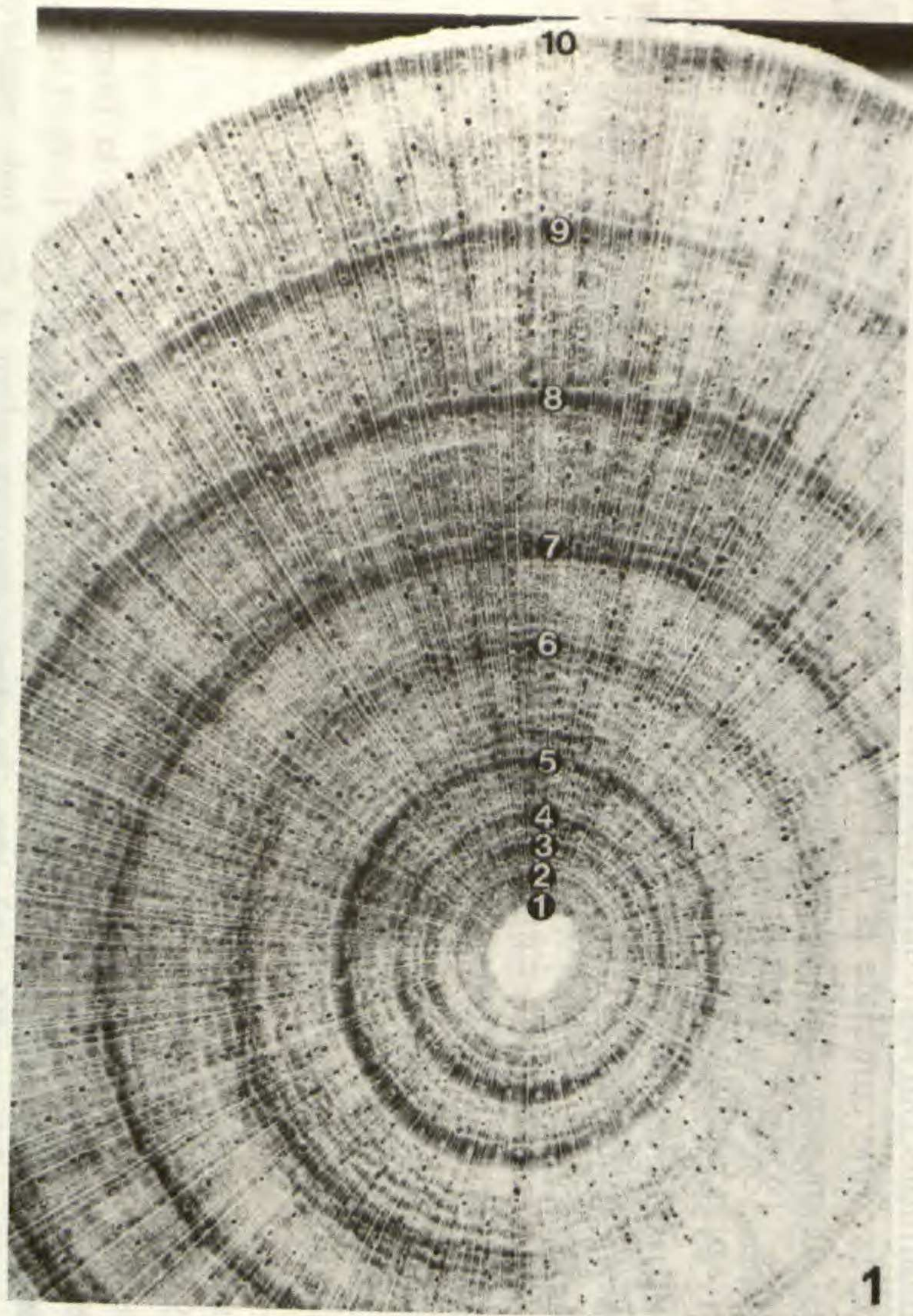
Deux types d'échantillons ont été prélevés. D'une part, des petites carottes d'écorce et de bois superficiel ont été obtenues à l'aide d'un trocard à ponction osseuse de 4 mm de diamètre. Ces échantillons ont été conservés dans le fixateur CRAF I (SASS, 1958) pour une étude ultérieure de la zone cambiale et de l'écorce. Celle-ci a été réalisée sur sections transversales, obtenues au moyen d'un microtome à congélation, et colorées par le rouge Soudan (DOP & GAUTIE, 1928) et le bleu Alcian (adapté de LISON, 1960).

D'autre part, après séchage des troncs en salle climatisée, 1, 2 ou 3 rondelles de 2 cm d'épaisseur environ ont été coupées dans la partie médiane de chaque unité de croissance. Un premier ponçage grossier sur les deux faces a été suivi d'un traitement de plusieurs heures à l'eau de Javel à la concentration du commerce (adapté de MARIAUX, 1969). Après ce blanchiment, les rondelles ont été à nouveau polies, très finement, à l'aide de papiers abrasifs montés sur un tour polissoir et en présence d'eau.

RÉSULTATS

I. VARIATIONS DANS LE BOIS

Les rondelles de bois présentent à l'œil nu ou au faible grossissement de la loupe une succession de couches concentriques alternativement sombres et claires (Pl. 1, 1). Un grossissement supérieur montre que les couches sombres correspondent à du bois pauvre en parenchyme axial ; les couches claires, par contre, sont très riches en bandes concentriques plus ou moins anastomosées de parenchyme axial (Pl. 1, 2).



Pl. 1. — « Cernes » dans le tronc d'un jeune *Hevea brasiliensis*, âgé de 1 an : 1, section transversale polie d'un tronçon de la première unité de croissance (RI n° 1) $\times 4,5$; 10 couches sombres sont visibles ; 2, détail de la même section $\times 16$; la densité des bandes de parenchyme axial (pa) est élevée au niveau des couches claires ; les couches sombres sont, par contre, pauvres en parenchyme axial.

Ainsi, des variations répétitives de la densité des bandes de parenchyme axial s'observent dans le bois de la partie aérienne des très jeunes *Hevea brasiliensis*.

La première couche de bois autour de la moëlle paraît sombre ; les couches sombres les plus internes et particulièrement celles des étages inférieurs sont très nettes et proportionnellement plus importantes que les couches claires. Par contre, dans les zones périphériques et dans les unités de croissance les plus récentes, les couches sombres sont souvent très estompées ; on distingue mal l'alternance bois clair, bois sombre. Il s'ensuit que le comptage de ces couches devient plus difficile au fur et à mesure que l'Hévéa grandit ; les couches sombres pouvant prêter à confusion ou être effacées localement, leur dénombrement devient imprécis.

Dans les premiers mois de la croissance des Hévéas, le bois du tronc présente donc des variations de couleur et de structure très nettes ; celles-ci s'estompent quand l'arbre avance en âge.

Les couches concentriques sombres ou bien claires ont été comptées sur les deux surfaces polies et humides de chaque rondelle appartenant aux quatre arbres étudiés RI, NRI, RII et NRII. Un minimum de deux lectures a donc été fait par étage. L'analyse des résultats (Tableaux 1 et 2) indique :

— Dans une même unité de croissance, le nombre de couches concentriques est habituellement constant avec soit autant de couches claires que de couches sombres, soit une couche claire en moins.

— Ce nombre augmente régulièrement d'une unité de croissance à l'autre de l'apex vers la base du tronc. D'une façon générale, le bois du nième étage possède une couche claire et une couche sombre de plus que celui de l'étage plus récent ($n + 1$)ième — ou bien le même nombre — ainsi qu'une couche claire et une couche sombre de moins que celui de l'étage plus ancien ($n - 1$)ième — ou bien le même nombre.

Il s'ensuit que lors de chaque nouvelle poussée de croissance se différencie dans tout le tronc un anneau de bois supplémentaire, matérialisé par la succession d'une couche claire et d'une couche sombre. La différenciation des dérivés cambiaux internes est donc synchronisée avec le fonctionnement apical rythmique.

Nous avons figuré schématiquement ces anneaux de bois le long du tronc des quatre jeunes Hévéas étudiés (Pl. 2) ; les couches de bois périphériques sont alors bien mises en évidence et peuvent être étudiées en fonction du stade atteint par le bourgeon apical.

Rappelons rapidement les quatre stades successifs du cycle (GENER, 1966 ; MARTIN, 1966) :

— Stade A ou débourrement : le bourgeon terminal s'ouvre et la nouvelle unité de croissance apparaît.

— Stade B ou croissance : élongation très rapide des entre-nœuds ; les nouvelles feuilles assimilatrices ont des limbes d'abord très anthocyaniques et dressés (stade B₁) ; puis les limbes se renversent et la teinte rouge s'atténue (stade B₂).

— Stade C ou maturation foliaire : il se caractérise par un accroissement rapide et

TABLEAU 1 : Distribution des couches concentriques du bois en fonction des unités de croissance successives de l'axe aérien de deux jeunes *Hevea brasiliensis* de 1 an. (Dernière ligne, lire B₁ au lieu de B₂).

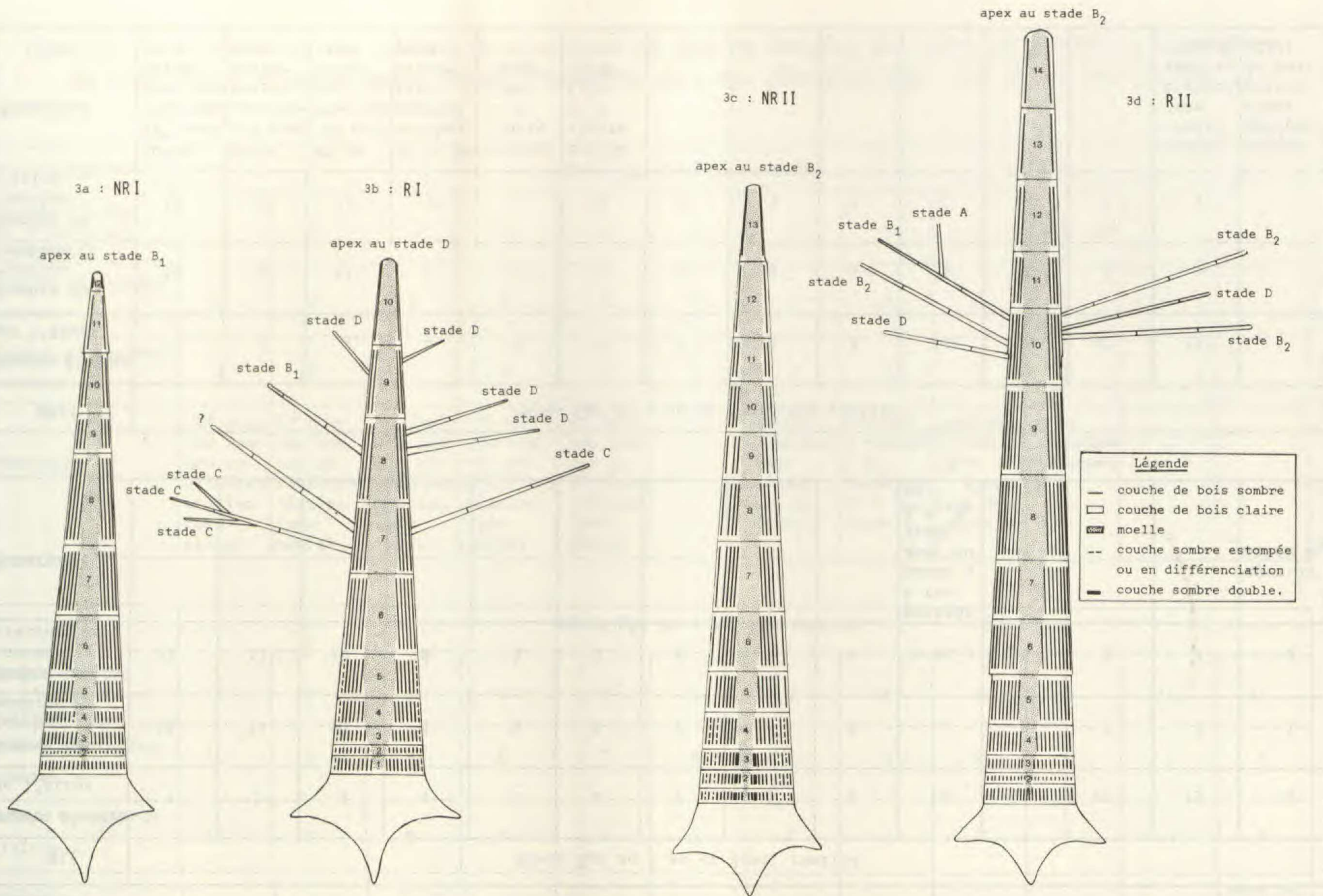
RI	Hévée âgé de 1 an, ramifié											
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Nombre de couches sombres	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1		
Nombre de couches claires	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0		
Remarques	10 ^e couche sombre en différenciation (peu nette)	9 ^e couche sombre en différenciation (peu nette)	8 ^e couche sombre en différenciation (peu nette)	7 ^e couche sombre en différenciation (peu nette)	6 ^e couche sombre en différenciation (peu nette)		portant 3 rameaux dont l'apex est au stade C	portant 3 rameaux 2 au stade D et 1 au stade B ₁	portant 2 rameaux dont l'apex est au stade D	apex principal au stade D		

NRI	Hévée âgé de 1 an, non ramifié											
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Nombre de couches sombres	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	1
Nombre de couches claires	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	1	0
Remarque												apex au stade B ₂

TABLEAU 2 : Distribution des couches concentriques du bois en fonction des unités de croissance successives de l'axe aérien de deux jeunes *Hevea brasiliensis* de 1 an et demi.

RII	Hévée âgé de 1 an et demi, ramifié													
Numéro d'ordre de l'étage	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Nombre de couches sombres	12	11	10	9	8	8	7	6	5	4	3	2	1	1
Nombre de couches claires	12	11	10	9	8	7	6	5	4	4 ou 3	3	2	1	0
Remarques										portant 6 rameaux ; apex au stade A, B ₁ , B ₂ ou D				apex au stade B ₂

NR II	Hévée âgé de 1 an et demi, non ramifié													
Numéro d'ordre de l'étage	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Nombre de couches sombres	13	12	11	9	7	6	5	4	3	3	2	1	1	
Nombre de couches claires	13	12	11	9	7	6	5	4	3	3	2	1	1	
Remarques	10 ^e et 12 ^e couches sombres très estompées	9 ^e et 11 ^e couches sombres très estompées	8 ^e et 10 ^e couches sombres très estompées	6 ^e et 8 ^e couches sombres très estompées	couche claire n° 6 très large	couche claire n° 5 très large							couche claire très étroite; apex au stade B ₂	couche périphérique partout de bois clair



Pl. 2. — Représentation schématique des anneaux de bois le long du tronc de quatre jeunes *Hevea brasiliensis* (3a = NRI, 3b = RI, 3c = NR II et 3d = R II), d'après plusieurs observations faites dans la zone médiane de chaque unité de croissance. La position des unités de croissance successives est respectée ; leur longueur est réduite au 1/48^e ; le nombre de ramifications et l'état phénologique des apex sont indiqués.

synchrone de la surface des limbes ; ceux-ci sont flasques, pendants et de couleur vert clair.

— Stade D ou « dormance » : il débute au moment où les limbes ne sont plus passivement soumis à la pesanteur et commencent à se redresser ; à la fin de ce stade, le bourgeon s'arrondit déjà.

CAS DE L'HÉVÉA RI DONT L'APEX DU TRONC EST AU STADE D (Pl. 2, 3b).

Lors de l'abattage de cet hévéa ramifié âgé de 1 an, le bourgeon apical était gonflé, sur le point de débousser ; ceci indique la fin du stade D d'après MARTIN (1966) ; les bourgeons des branches étaient parvenus en fin de cycle (stades C ou D pour la plupart) ; dans tout le tronc, la couche de bois périphérique était une couche sombre.

CAS DE L'HÉVÉA NRI DONT L'APEX EST AU STADE B₁ (Pl. 2, 3a).

Cet arbre non ramifié, âgé de 1 an, a été abattu alors que son apex était au stade B₁ du début de croissance ; le xylème secondaire avait déjà commencé à se différencier dans l'unité en formation ; l'unité précédente (le 11^e étage) avait formé une couche de bois clair ; mais dans les étages inférieurs la couche périphérique était de bois sombre.

CAS DE L'HÉVÉA NRII DONT L'APEX EST AU STADE B₂ (Pl. 2, 3c).

Au moment du prélèvement de NRII, Hévéa non ramifié âgé de 1 an et demi, la croissance de l'étage terminal était plus avancée et correspondait au stade B₂ ; le cambium commençait à édifier une couche de bois clair dans tout le tronc. Notons, par ailleurs, que l'interprétation de la continuité des limites sombres sur toute la longueur du tronc est ici compliquée. Pour ce faire, nous avons admis que certaines couches sombres récentes étaient localement peu visibles et qu'il existait un anneau dédoublé dans les étages 1, 2 et 3.

CAS DE L'HÉVÉA RII DONT L'APEX DU TRONC EST AU STADE B₂ (Pl. 2, 3d).

L'abattage de l'arbre ramifié de 1 an et demi a eu lieu au moment où le dernier article du tronc était au stade B₂ ; les autres bourgeons des branches étaient à des stades divers (A, B₁, B₂ et D) ; l'installation des couches claires et des couches sombres ne s'est pas faite en même temps dans les différents étages, mais de façon progressive de l'apex vers la base du tronc.

Ces observations permettent de conclure que :

— La première couche sombre située à proximité de la moëlle est mise en place dans l'étage en croissance.

— A ce moment est initiée, dans l'unité de croissance immédiatement inférieure, une couche de bois clair riche en parenchyme axial.

— La mise en place de la couche claire gagne progressivement la base du tronc.

— L'installation de la couche de bois sombre est postérieure et, vraisemblablement, elle survient à la fin de la poussée de croissance (stade C ou stade D).

— La vitesse de progression du front de différenciation semble être influencée par l'existence de branches et l'état phénologique de leurs apex.

II. VARIATIONS DANS LE LIBER

L'épaisseur de la bande de tubes criblés fonctionnels a été mesurée au milieu de chaque unité de croissance sur sections transversales colorées au rouge Soudan et au bleu Alcian. De nos résultats, nous retiendrons deux points :

— Dans le dernier étage de l'Hévée NRI, qui commence à s'allonger (stade B₁), le phloème secondaire n'est pas encore différencié, alors que le xylème secondaire est déjà mis en place.

— Dans le dernier étage des trois autres arbres, dont l'apex a atteint un stade de différenciation plus avancé (stades B₂ et D), les tubes criblés secondaires, déjà fabriqués en grand nombre, sont fonctionnels.

Ainsi, les formations secondaires sont installées pendant le stade d'élongation de l'étage en formation, le bois étant différencié un peu plus tôt que le liber. Une vascularisation axiale efficace est assurée très tôt.

Les manteaux de laticifères secondaires (formations concentriques successives de tubes laticifères au sein du liber) ont été dénombrés sur les mêmes coupes (Tableau 3). Sont ainsi mis en évidence les résultats suivants :

- Le liber des étages récents ne contient que des laticifères primaires.
- Les laticifères secondaires apparaissent tardivement dans des unités de croissance déjà âgées, situées à une certaine distance de l'apex.

Ces laticifères forment des manchons irréguliers et souvent anastomosés dans le liber interne. Dans le liber externe, ceux-ci sont très fortement déformés par la dilatation parenchymateuse des rayons et par la compression exercée par les tissus secondaires en expansion. Malgré l'imprécision qui en résulte, surtout dans les étages les plus anciens, il est clair que le nombre des manteaux augmente vers la base du tronc, mais irrégulièrement par rapport aux unités de croissance.

La fabrication par le cambium des laticifères secondaires en manchons successifs au sein du liber ne dépend donc pas uniquement de l'activité rythmique des méristèmes apicaux.

III. VARIATIONS AU NIVEAU DE LA ZONE CAMBIALE

Chez l'Hévée, il apparaît que les cellules mères des vaisseaux du bois entrent très rapidement et de façon spectaculaire dans leur phase d'élargissement diamétral, si bien que la zone cambiale reste étroite. Pour étudier l'intensité du fonctionnement cambial, nous avons

TABLEAU 3 : Distribution des manteaux de laticifères secondaires dans les différentes unités de croissance de quatre jeunes *Hevea brasiliensis*.

RI	Hévée âgé de 1 an, ramifié												
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
Nombre de manteaux de laticifères	7 ou 8	7	6	4 ou 5	2 ou 3	0,1 ou 2	0 ou 1	0	0	0			

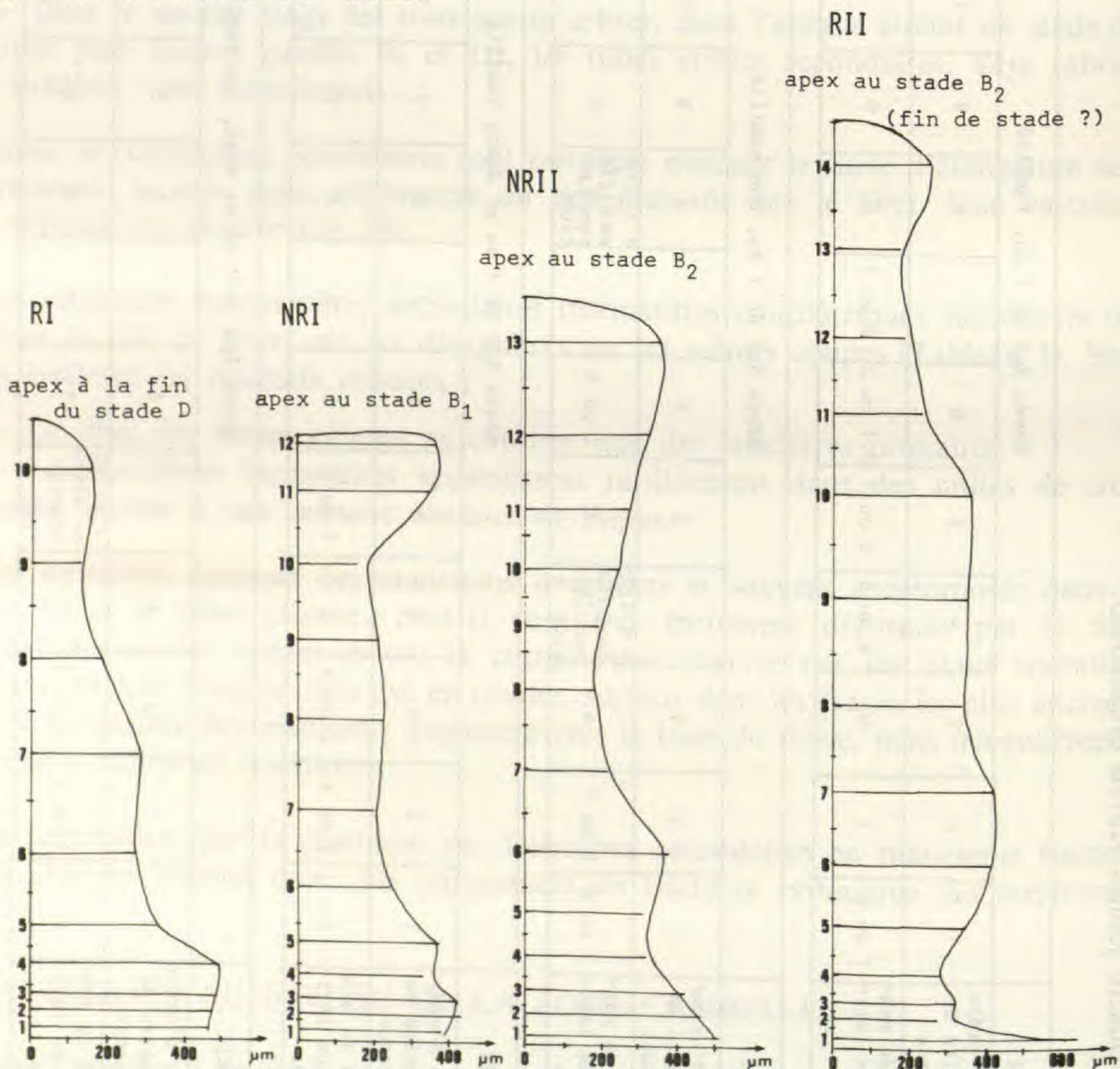
NRI	Hévée âgé de 1 an, non ramifié												
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Nombre de manteaux de laticifères	7 ou 8	6 ou 7	4	4 + 1/2 en différenciation	3	2 ou 3	1	1 + 1/2 en différenciation	0	0	0	0	

RII	Hévée âgé de 1 an et demi, ramifié													
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Nombre de manteaux de laticifères	5	3 ou 4	2 ou 3	2	1 ou 2	1	1	0	0	0	0	0	0	0

NR II	Hévée âgé de 1 an et demi, non ramifié												
Numéro d'ordre de l'unité de croissance	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Nombre de manteaux de laticifères	6	4 ou 5	3 ou 4	2	1 + 1/2 en différenciation	1	1	0	0	0	0	0	0

donc mesuré la largeur de la zone cambiale et des tissus en différenciation, sur les sections précédentes colorées au rouge Soudan et au bleu Alcian. Du côté du liber, cette zone active est aisément limitée aux premiers tubes criblés fonctionnels ou au premier manteau de laticifères colorés en rouge. Nous avons choisi pour limite interne le changement de coloration des fibres ligneuses ; les fibres dont les parois sont colorées par le bleu Alcian — qui caractérise les polysaccharides acides — sont dites en différenciation ; lorsque les parois ne prennent plus le bleu, les fibres, lignifiées, sont considérées comme complètement différenciées et ne sont plus comptabilisées.

Nos mesures rendent compte, pour les quatre Hévéas étudiés, de l'activité cambiale globale — les phénomènes de division et de différenciation ne sont pas dissociés — à différentes hauteurs du tronc qui sont fonctions du nombre et de la longueur des unités de croissance. Les diagrammes représentant la largeur de cette zone active par rapport à sa position le long du tronc (Pl. 3) montrent que l'activité du cambium n'est pas identique, à un moment donné, dans tout le tronc.



Pl. 3. — Représentation schématique des variations d'intensité du fonctionnement cambial le long du tronc de quatre jeunes *Hevea brasiliensis* ; en abscisses, largeur de la zone cambiale et des tissus en différenciation, en μm ; en ordonnées, position et longueur (réduites au 1/50^e) des différentes unités de croissance du tronc.

Deux remarques supplémentaires peuvent être dégagées :

— Dans les quatre cas, un pic d'activité s'observe à la base du tronc ; il pourrait expliquer la tendance à la conicité du tronc des Hévéas provenant de la germination d'une graine.

— La distribution verticale des minima et des pics d'activité cambiale à proximité de l'apex semble être en rapport avec l'état phénologique de l'apex.

En effet, chez RI, dont le bourgeon apical est sur le point de débousser, le minimum d'activité cambiale est situé dans les deux dernières unités de croissance formées.

Ce minimum est plus éloigné de l'apex chez NRI, dont l'étage terminal commence à s'allonger (stade B₁) ; un pic d'activité est mis en évidence dans les deux étages plus récents.

Chez NRII, dont le dernier étage a atteint le stade B₂ plus évolué, le minimum d'activité cambiale est encore plus distant de l'apex ; un pic d'activité se remarque dans les étages supérieurs.

Cependant, chez RII, ce minimum est situé à proximité du sommet ; il se pourrait, dans ce cas, que l'apex fût à un stade B₂, plus avancé que celui de NRII et très voisin du stade suivant de maturation des feuilles (stade C). Il n'est, en effet, pas facile de discerner la fin du stade B₂ et le début du stade C.

Ainsi, lorsqu'une nouvelle unité de croissance s'installe, le cambium est très actif à proximité de l'apex ; cette activité se ralentit fortement lorsque la croissance en longueur s'arrête. Pics et minima semblent se déplacer progressivement vers la base du tronc. Le fonctionnement du cambium vasculaire semble donc contrôlé par l'activité rythmique des méristèmes apicaux.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette étude de la distribution verticale des variations histologiques observées dans les formations secondaires du tronc nous a permis de préciser plusieurs points :

— Le bois des très jeunes *Hevea brasiliensis* présente des couches concentriques de couleurs alternativement claires et sombres ; elles correspondent à des variations dans l'espace-ment des bandes de parenchyme axial.

— Ce sont des indicateurs d'une différenciation rythmique des dérivés cambiaux internes à chaque cycle de croissance apicale.

— Les manchons concentriques de laticifères n'ont pas la même signification au sein du liber.

— Le gradient de différenciation qui s'observe dans le bois périphérique de l'apex vers la base du tronc, ainsi que le gradient d'intensité de l'activité cambiale, de même sens, dépendent de l'état phénologique des apex. Ces résultats sont en accord avec les concepts du mouvement descendant des substances de croissance à partir des apex réactivés et avec leur rôle dans les phénomènes de division cambiale et de différenciation des tissus secondaires (ZIMMERMANN & BROWN, 1971 ; PHILIPSON et al., 1971 ; KRAMER & KOZLOWSKI, 1979).

Nous en concluons que dans les premiers mois de la croissance des *Hevea brasiliensis*, le cambium de la partie aérienne a un fonctionnement rythmique dépendant de l'activité méristématique apicale. Cette activité rythmique inscrit dans le bois des sortes de cernes, véritables anneaux de croissance rythmique ; le bois initial clair est caractérisé par une densité élevée des bandes tangentielles du parenchyme axial ; le bois final sombre par un espacement important de ces bandes. Une étude chronologique est néanmoins entreprise pour mettre en évidence la croissance diamétrale rythmique.

En ce qui concerne le liber, nous pensons que la différenciation par la zone cambiale de laticifères secondaires n'est pas sous le seul contrôle des substances de croissance d'origine apicale ; nous supposons un mécanisme complexe où pourraient intervenir des inhibiteurs dont l'effet s'annulerait à une certaine distance de l'apex, ou des substances inductrices, d'une origine différente, synthétisées dans les parties âgées du tronc.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOBI, C. C., 1973. — Periodicity of wood formation in some trees of lowland rainforest in Nigeria. *Ann. Bot.* 37 : 211-218.
- AMOBI, C. C., 1974. — Periodicity of wood formation in twigs of some tropical trees in Nigeria. *Ann. Bot.* 38 : 931-936.
- BOND, T. E. T., 1942. — Studies in the vegetative growth and anatomy of the Tea plant (*Camellia thea* Link) with special reference to the phloem. — I. the flush shoot. *Ann. Bot.*, n. s., 6 : 607-629. — II. Further analysis of the flushing behaviour. *Ann. Bot.*, n. s., 9 : 183-216.
- CATESSON, A. M., 1974. — Cambial cells. In ROBARDS, A. W. (ed.), *Dynamic aspects of plant ultrastructure* : 358-390, Mac Graw-Hill, New-York.
- DETIENNE, P., 1975a. — *Nature et périodicité des cernes dans le bois de Doussié (Afzelia sp.)*. Rapport de recherche, Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne.
- DETIENNE, P., 1975b. — *Nature et périodicité des cernes dans le bois de Bété (Mansonia altissima A. Chev.)*. Rapport de recherche, Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne.
- DETIENNE, P., 1976. — *Nature et périodicité des cernes dans le bois d'Iroko (Chlorophora excelsa Benth. & Hook.)*. Rapport de recherche, Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne.
- DETIENNE, P. & MARIAUX, A., 1976. — Nature et périodicité des cernes dans le bois de Samba. *Bois et Forêts des Tropiques* 169 : 29-36.
- DETIENNE, P. & MARIAUX, A., 1977. — Nature et périodicité des cernes dans les bois rouges des Méliacées africaines. *Bois et Forêts des Tropiques* 175 : 52-61.
- DOP, P. & GAUTIE, A., 1928. — *Manuel de Technique Botanique Histologie et Microbie*. 2^e ed., LAMARRE, J., Paris.
- ESAU, K., 1977. — *Anatomy of seed plants*. 2^e ed., WILLEY, J. and sons (ed.), New-York, London, Toronto.
- FAHN, A., BURLEY, J., LONGMAN, K. A., MARIAUX, A. & TOMLINSON, P. B., 1981. — Possible contributions of wood anatomy to the determination of age of tropical trees. In BORMANN, F. H. & BERLYN, G., *Age and growth rate of tropical trees : new directions for research* : 31-51, New Haven, Yale University.

- GENER, P., 1966. — *Le greffage de l'Hévéa. Influence des stades de poussée foliaire du greffon et du porte-greffe sur la réussite du greffage. Essai de mise en évidence de l'évolution de la concentration en A.I.A. dans les jeunes bourgeons d'Hévéa.* Opuscule technique, Service Agronomique de l'Institut de Recherche sur le Caoutchouc en Afrique.
- GHOUSE, A. K. M. & SHAMIMA HASHMI, 1979. — Cambium periodicity in *Polyalthia longifolia*. *Phytomorphology* 29 : 64-67.
- HALLÉ, F. & MARTIN, R., 1968. — Étude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg., Euphorbiacées-Crotonoïdées). *Adansonia*, sér. 2, 8 : 475-503.
- HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Monog. Bot. et Biol. Vég., Masson (éd.).
- HOLDSWORTH, M., 1963. — Intermittent growth of the Mango tree. *J. West African Sci. Assoc.* 7 : 163-171.
- KOZLOWSKI, T. T., 1971. — *Growth and development of trees.* Vol. II : *Cambial growth, Root growth and reproductive growth.* Academic Press, New York, London.
- KRAMER, P. J. & KOZLOWSKI, T. T., 1979. — *Physiology of woody Plants.* Academic Press, New-York, San Francisco, Londres.
- LARSON, P. R., 1982. — The concept of cambium. In BAAS, P. (ed), *New perspectives in wood anatomy* : 85-121, Martinus Nijhoff, W. Junk publishers, the Hague, Boston, London.
- LAWTON, J. R. & LAWTON, J. R. S., 1971. — Seasonal variations in secondary phloem of some forest trees from Nigeria. *New Phytol.* 70 : 187-196.
- LISON, L., 1960. — *Histochimie et Cytochimie Animales.* Vol. 1 et 2, Gauthiers-Villars, Paris.
- MARIAUX, A., 1967. — Les cernes dans les bois tropicaux africains. Nature et périodicité. I. *Bois et Forêts des Tropiques* 113 : 3-14. II. *Bois et Forêts des Tropiques* 114 : 23-37.
- MARIAUX, A., 1969. — La périodicité des cernes dans le bois de Limba. *Bois et Forêts des Tropiques* 128 : 39-53.
- MARIAUX, A., 1981. — Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. In BORMANN, F. H. & BERLYN, G. ; *Age and growth rate of tropical trees : new directions for research* : 20-31, New Haven, Yale University.
- MARTIN, R., 1966. — *Observations sur la croissance rythmique chez les plants d'Hévéa non ramifiés.* Opuscule technique, Service Agronomique de l'Institut de Recherche sur le Caoutchouc en Afrique.
- PHILIPSON, W. R., WARD, J. M. & BUTTERFIELD, B. G., 1971. — *The vascular cambium. Its development and activity.* CHAPMAN & HALL, London.
- RAO, A. N., 1972. — Periodic changes in the cambial activity of *Hevea brasiliensis*. *J. Indian Bot. Soc.* 51 : 13-17.
- ROGERS, S., 1981. — Seasonal variation in radial growth and phloem activity in *Terminalia ivorensis* A. Chev. *Ann. Bot.* 47 : 603-610.
- SASS, J. E., 1958. — *Botanical microtechnique.* Iowa state University Press, Ames. Iowa.
- SAVIDGE, R. A. & WAREING, P. F., 1981. — Plant growth regulators and the differentiation of vascular elements. In BARNETT, J. R. (ed.), *Xylem cell development* : 192-235, Castle House Publications.
- SCARRONE, F., 1964. — Pouvoir inhibiteur des feuilles de grande taille chez le Manguier (*Mangifera indica* L.). *C. R. Acad. Sci.* 259 : 4342-4345.
- SCARRONE, F., 1965. — Rôle respectif de rythmes endogènes et des facteurs climatiques dans la croissance du Manguier (*Mangifera indica* L.). *C. R. Acad. Sci.* 260 : 3469-3472.
- SCARRONE, F., 1966. — Pouvoir de croissance des bourgeons et influences foliaires sur les pousses de Manguier (*Mangifera indica* L.) en repos végétatif. *C. R. Acad. Sci.* 261 : 2344-2346.

VOGEL, M., 1974. — Observation et recherche du déterminisme du rythme de croissance des parties aériennes et souterraines du cacaoyer (*Theobroma cacao* L. / Sterculiacées). Rôle des jeunes feuilles. *Comptes rendus du 99^e Congrès Nat. des Sociétés savantes*, Besançon, 1974, Sciences, Fasc. 2 : 35-46.

VOGEL, M., 1975. — Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café, cacao, thé* 19 : 265-289.

ZIMMERMANN, M. H. & BROWN, C. L., 1971. — *Trees, structure and function*. Springer Verlag, New-York, Heidelberg, Berlin.